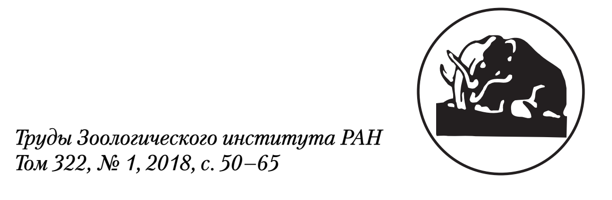


Труды Зоологического института РАН
Том 322, № 1, 2018, с. 50–65

УДК [574.4+577.472]

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАЗВИТИЕ ЗООБЕНТОСА НЕВСКОЙ ГУБЫ

Е.В. Балушкина* и М.С. Голубков

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: balushkina@zin.ru; golubkov_ms@mail.ru

РЕЗЮМЕ

В работе проанализированы данные по прозрачности воды, первичной продукции планктона, деструкции органических веществ, концентрации хлорофилла *а*, общего фосфора, общей и органической взвеси, таксономического состава, видового богатства, видового разнообразия и количественных характеристик донных животных, собранных в Невской губе в ходе летних экспедиций 2003–2012 гг. Методом пошагового восхождения рассчитаны уравнения со свободной константой. С помощью мультирегрессионного анализа оценено влияние биотических и абиотических факторов на структурные и функциональные характеристики сообществ донных животных в Невской губе. Период исследований сопровождался возрождением промышленности г. Санкт-Петербурга, строительством портов и активизацией судоходства, строительством Морского фасада, завершением строительства комплекса защитных сооружений Санкт-Петербурга, строительством морского многофункционального перегрузочного комплекса (ММПК) «Бронка» и подходного к нему фарватера. Результаты статистического анализа показали, что с увеличением концентрации хлорофилла *а* и первичной продукции в Невской губе индекс видового разнообразия и число видов донных животных достоверно снижались. Анализ факторов влияющих на значения биомассы и продукции сообществ донных животных показал, что эти характеристики возрастали с увеличением концентрации хлорофилла. В период антропогенного стресса 2006–2007 гг. существующие связи структурных характеристик зообентоса и функциональных биотических характеристик Невской губы были полностью разрушены. Восстановительный период 2008–2012 гг. сопровождался увеличением видового богатства и видового разнообразия зообентоса до уровня, наблюдаемого до антропогенного стресса.

Ключевые слова: антропогенное воздействие, эвтрофирование, биоразнообразие, зообентос

INFLUENCE OF THE ENVIRONMENTAL FACTORS ON SPECIES DIVERSITY AND QUANTITATIVE DEVELOPMENT OF ZOOBENTOS IN THE NEVA BAY

E.V. Balushkina* and M.S. Golubkov

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb.1, 199034, Saint Petersburg, Russia; e-mail: balushkina@zin.ru; golubkov_ms@mail.ru

ABSTRACT

Hydrochemical characteristics, primary production of plankton, taxonomic composition, species richness, species diversity and quantitative characteristics of the benthic fauna of the Neva Bay had been collected and analyzed at the end of July and the very beginning of August 2003–2012 by the method stepwise regression, calculated equations with a free constant. Effects of biotic and abiotic factors on the structural and functional characteristics of benthic communities in the Neva Bay were evaluated using multiregression analysis. Research period had been accompanied by revival of industry of Saint-Petersburg, construction of ports, active navigation, development of

** Автор-корреспондент/Corresponding author*

Sea facade and completion of the construction of the St. Petersburg Flood Prevention Facility Complex and a large-scale hydrotechnical works: building of a Marine Multifunctional Reloading Complex (MMRC) "Bronka" and approach fairway to it. Results of statistical analysis showed that the number of species and species diversity of bottom animals in the Neva Bay declined with increased primary production and chlorophyll *a* concentration. Analysis of the factors influencing the values of biomass of benthic animal communities shows that these characteristics increased with growing chlorophyll concentration. During the anthropogenic stress of 2006–2007, the existing links between the structural characteristics of the zoobenthos and the functional biotic characteristics of the Neva Bay were completely destroyed. Restoration period 2008–2012 was accompanied by an increase in the species richness and species diversity of zoobenthos to the level observed before anthropogenic stress.

Key words: anthropogenic stress, eutrophication, biodiversity, zoobenthos

ВВЕДЕНИЕ

Невская губа – верхняя часть эстуария р. Невы, отделенная в 1980-х гг. от остальной акватории комплексом защитных сооружений Санкт-Петербурга от наводнений (дамбой), и соединяется с нижними частями эстуария через узкие пропускные отверстия и канал морского фарватера шириной 500 м. Невская губа представляет собой мелководную (средняя глубина 4 м), пресную (средняя соленость 0.06‰), хорошо прогреваемую искусственную лагуну с небольшим (2–7 сут.) временем пребывания воды (Неелов и Умнов [Neelov and Umnov] 1997). Река Нева – самая крупная по расходу воды из рек, впадающих в Балтийское море; с ее стоком в Финский залив поступает до 75% общего притока пресной воды и большое количество биогенных элементов (Lääne et al. 2005; Lehtoranta et al. 2004).

Многолетние гидробиологические исследования эстуария р. Невы показали, что его функционирование за последние 35 лет значительно изменилось. Произошло увеличение первичной продукции, изменилось соотношение продукционно-деструкционных процессов в экосистеме и перераспределились потоки энергии между донными и пелагическими сообществами. Развитие транспортных коммуникаций и строительство новых портов в последнее десятилетие увеличило антропогенную нагрузку, что привело к изменению сообществ донных животных (Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2009, 2012; Lääne et al. 2005). Биоразнообразие донных животных в годы исследований в значительной степени определялось эвтрофированием, токсическим и органическим загрязнением эстуария (Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2008, 2012).

Несмотря на то, что в течение нескольких десятков лет разными исследователями проводится изучение эстуария р. Невы, полученные характеристики биотической и абиотической составляющей экосистемы не обобщены. Этому препятствовало отсутствие полноценных рядов единовременно полученных характеристик отдельных компонент биоты и функциональных и гидрохимических характеристик эстуария. В результате функциональные и гидрохимические характеристики остаются косвенным подтверждением или опровержением изменений биотической составляющей экосистемы и причин экологического неблагополучия состояния эстуария р. Невы. Сообщества донных животных, аккумулируя информацию об окружающих их условиях обитания (химических характеристиках воды и дна), реагируют на изменения ее качества соответствующими перестройками структуры и изменением количественного развития. Очевидно, что в экосистемах с высокой степенью проточности приуроченность донных животных к определенной части акватории позволяет с большей степенью достоверности оценить состояние ее отдельных участков, чем компоненты планктона. В книге «Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates» (1992), подводящей итоги многолетних зарубежных исследований, в главе, посвященной критериям оценки здоровья экосистем, подчеркивалось, что распределение, структура и динамика бентосных сообществ – это ключ к пониманию состояния и изменений в функционировании пресноводных экосистем.

Цель данной работы – изучение показателей видового богатства, видового разнообразия и показателей количественного развития зообентоса единовременно с зонированием по

гидрохимическим характеристикам воды и функциональным характеристикам первичных продуцентов в планктоне; анализ влияния загрязнения, процесса эвтрофирования на структурные и функциональные характеристики сообществ донных животных в 2003–2012 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы данные натурных наблюдений, собранные в конце июля – начале августа 2003–2012 гг. в период летнего максимума развития фитопланктона, за исключением 2004 г., когда съемки проводились в первых числах июля. Ежегодно исследовали от 9 до 11 станций за исключением 2003 г. (Табл. 1). Схема расположения и нумерация станций наблюдения приведена на Рис. 1.

Для оценки трофического статуса эстуария использовали принятые показатели (Бульон [Boulion] 1994): прозрачность воды по диску Секки; содержание хлорофилла *a* (*Хл*), определенного спектрофотометрическим методом (Strickland and Parsons 1968); величины первичной продукции (*А*) и деструкции органических веществ (*Д*), которые определяли кислородной модификацией скляночного метода (Алекин [Alekin] 1954; Бульон [Boulion] 1994). Для перехода от единиц кислорода к углероду использовали коэффициент 0.375 (Бульон [Boulion] 1994). Первичную продукцию в столбе воды ($A_{инт}$) рассчитывали по формуле Бульона (Бульон [Boulion] 1994).

Концентрацию взвешенных веществ (*ВВ*) определяли стандартным гравиметрическим методом (Бульон [Boulion] 1994), взвешенных органических веществ (*ВОВ*) – методом бихроматного окисления (Golterman 1969), общий фосфор (*TP*) – стандартным методом сжигания нефильтрованной пробы воды с последующим определением минерального

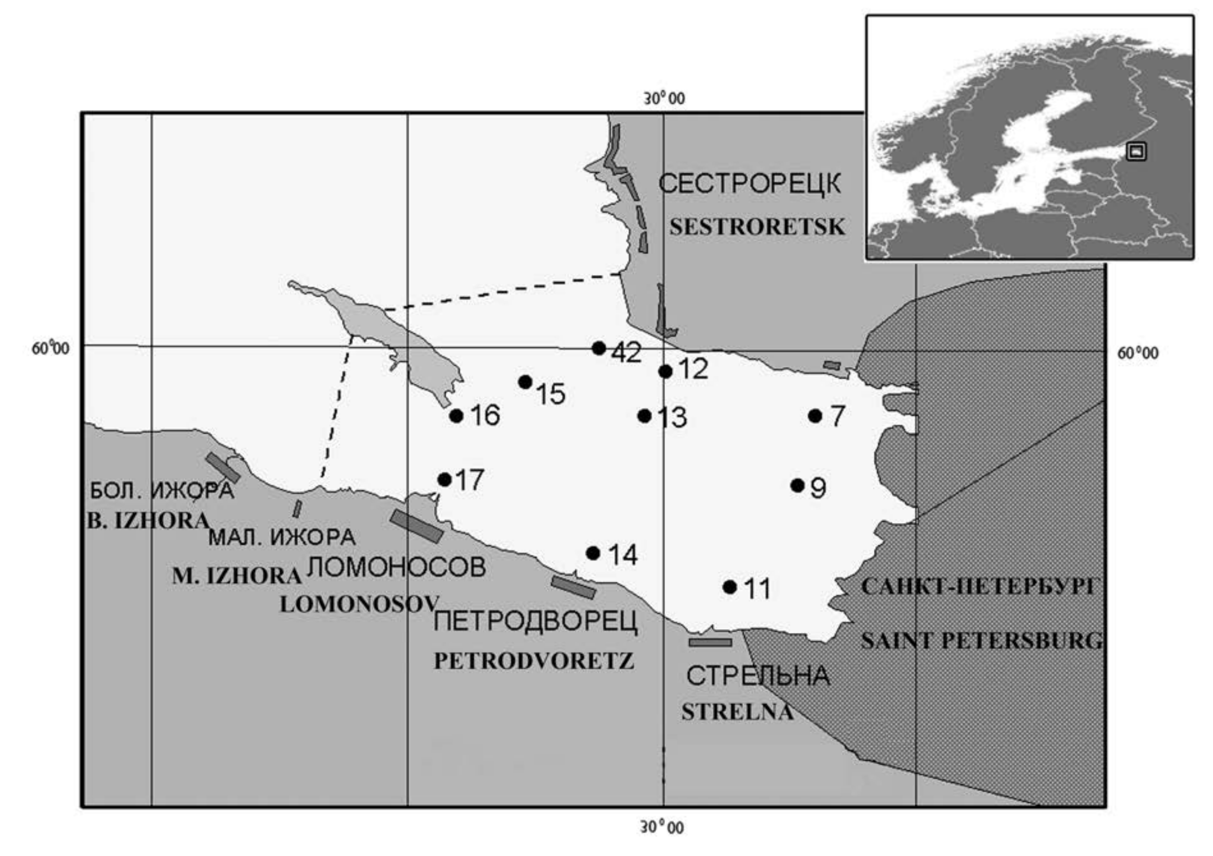


Рис. 1. Расположение основных станций гидробиологического мониторинга в Невской губе.

Fig. 1. Location of main hydrobiological stations in the Neva Bay.

Таблица 1. Число станций, исследованных единовременно по гидрохимическим и функциональным показателям фитопланктона и характеристикам зообентоса в Невской губе в 2003–2012 гг.

Table 1. The number of stations studied simultaneously for hydrochemical and functional indicators of phytoplankton and the characteristics of zoobenthos in the Neva Bay in 2003–2012.

Годы Years	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Дата сбора Collection date	31.07–01.08	02.07	23–26.08	02–08.08	02–03.08	17–21.08	06–07.08	01–02.08	04–08.08	02.08
Число станций Number of stations	7	10	9	10	10	10	11	9	11	10

фосфора молибдатным методом (Strickland and Parsons 1968), с использованием аскорбиновой кислоты в качестве восстановителя. Содержание минеральной взвеси (*ВМВ*) рассчитывали как разницу между *ВВ* и *ВОВ*.

Данные по первичной продукции и деструкции, хлорофиллу *a*, гидрохимические характеристики Невской губы за большую часть периода исследований детально представлены в работе (Голубков [Golubkov] 2009; Golubkov et al. 2017).

Для анализа видового состава, количественного развития зообентоса Невской губы использованы пробы макрозообентоса, собранные единовременно с материалами по гидрохимии и фитопланктону. Пробы зообентоса отбирали с помощью дночерпателей Петерсена и Экмана-Берджа с площадью захвата 0.025 м^2. Определение животных до вида в 2003–2012 гг. проводили сотрудники ЗИН РАН: хирономид – Е.В. Балушкина, олигохет – И.Г. Ципленкина, амфипод – А.А. Максимов. Список видов животных опубликован нами ранее (Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2008).

Для количественной оценки пространственного распределения и динамики структурных характеристик зообентоса, сообщества донных животных на каждой станции характеризовали определенным набором показателей: видовое богатство (*Nsp,* число видов на станцию), видовое разнообразие (*H*, индекс Шеннона, бит/экз.) (Shannon 1948), численность (*N*, экз./м^2) и биомасса (*B*, г/м^2).

Все простейшие статистические расчеты выполнены в программе Excel. Все корреляционные и регрессионные анализы выполняли с помощью статистической программы Systat 8.0.

По данным каждого года исследований проводили статистический анализ полученных данных. Анализ корреляционных матриц, оценка влияния гидрохимических характеристик воды и функциональных показателей первичных продуцентов планктона на структурные характеристики зообентоса позволили разделить временной ряд исследований на три периода.

С помощью мультирегрессионного анализа оценивали влияние биотических и абиотических факторов на структурные и функциональные характеристики сообществ донных животных в Невской губе. Методом пошагового восхождения рассчитывали уравнения со свободной константой. Полученные результаты оценивались по коэффициенту множественной детерминации (R^2), по величине (*B*) и достоверности (*p*) рассчитанных констант для независимых переменных. Сила влияния факторов характеризовалась стандартизированной величиной коэффициента *B* – значением *ß*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследований 2003–2012 гг. в открытой части Невской губы встречалось более 120 видов и надвидовых таксонов донных животных. Наиболее разнообразно были представлены олигохеты (54 вида), второе место по числу видов занимали личинки хирономид (29 видов), повсеместно в период исследований встречались двустворчатые моллюски (20 видов). Особенно широко на акватории Невской губы были распространены олигохеты, которые доминировали по численности и биомассе. Численность олигохет редко опускалась ниже 50–60%, а на большей части акватории (в порту, морском канале, придельтовой части и на западе губы) составляла 80–97.9% от общей численности донного населения. Доля численности хирономид не превышала 10%.

В сообществах зообентоса эстуария доминировали эврибионтные виды-индикаторы, населяющие «загрязненные» и «грязные» воды, положительно реагирующие на увеличение органического загрязнения и эвтрофирование экосистемы. Доля численности популяций олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. и *Potamothrix hammoniensis* Mich., показателей высокой степени загрязнения органическими и токсическими веществами (полисапротоксобной зоны), составляла на разных участках Невской губы от 50 до 80% от суммарной численности донных животных, кроме станции 9 (Рис. 1). Повсеместно отмечены виды рода *Aulodrilus* – *A. japonicus* Jamaguchi, *A. limnobius* Bretscher и *A. pigueti* Kowalewski. Наидиды *Stylaria lacustris* (Linnaeus), *Arcteonais lomondi* (Martin), *Piguetiella blanci* (Piguet), *Nais communis* Piguet, *N. pardalis* Piguet, *N. variabilis* Piguet, *Specaria josinae* (Vejdovský), *Chaetogaster diaphanus* (Gruithuisen) встречались в большинстве изученных биотопов.

Из хирономид наиболее обычны и распространены по всей акватории Невской губы *Procladius* (*Holotanypus*) *ferrugineus* (Kieffer), *P.* (*Holotanypus*) *choreus* (Meigen), *Chironomus f. l. plumosus* (Linnaeus) и *Cryptochironomus defectus* (Kieffer), в транзитной зоне на чистых и заиленных песках в районе 7, 9 и 11 станций многочисленны также *Psectrocladius simulans* (Johannsen), *Cladotanytarsus mancus* (Walker), *Microtendipes pedellus* (De Geer). Мелкие двустворчатые моллюски, пизидииды *Henslowiana suecica* (Clessin), *Europisidium tenuilineatum* (Stelfox), *Pisidium amnicum* (Müller) и сфериды *Amesoda draparnaldi* (Clessin) достигали наибольшего развития в центральной части губы. Значительные поселения крупных двустворчатых моллюсков *Tumidiana conus* (Spengler), *Colletopterum subcirculare* (Clessin) были обнаружены по всей губе, за исключением станций 7 и 9 (Рис. 1).

Распределение числа видов (*Nsp*) зообентоса по акватории Невской губы было неравномерным; отношение максимального числа видов на станцию к минимальному изменялось в каждый год исследований, как правило, в 2–4 раза. Исключение представлял 2006 г., когда отношение максимального (29 видов на станцию 42) и минимального (3 вида на станцию 7) числа видов на разных станциях Невской губы было самым высоким (9.7) за все время исследований (Табл. 2).

Значения индексов видового разнообразия Шеннона (H) в меньшей степени, чем число видов (*Nsp*) зообентоса, варьировали на разных участках Невской губы. Отношение максимального значения *H* к минимальному значению изменялось в каждый год исследований, как правило, в 1.5–2.7 раза за исключением 2004 г., когда это отношение было значительно выше (8.8) (Табл. 2).

Высокие значения числа видов и индексов видового разнообразия зообентоса ежегодно отмечали в зоне максимальной проточности Невской губы (Рис. 1, ст. 9). Эти показатели изменялись от 13 до 25 видов на станцию и от 2.4 до 3.9 бит/экз. соответственно. В этой зоне резко уменьшалась по сравнению с другими участками губы доля олигохет, доминирующих повсеместно *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. и *Potamothrix hammoniensis* Mich.– показателей «загрязненных» и «грязных» вод; их заменяли более чистоводные виды *Lamprodrilus isoporus* Mich. и *Tubifex newaensis* (Mich.). В отличие от других участков Невской губы многие массовые формы на этой станции характерны для чистых, бедных органическим веществом вод. Здесь встречались чистоводные представители олигохет – наидиды, чистоводные хирономиды *Psectrocladius simulans* (Johannsen), *Pseudodiamesa bathyphila* (Kieff.), *Polypedilum scalaenum* Schr. и *Demicryptochironomus vulneratus* (Zett.).

Минимальные значения числа видов и индексов Шеннона (3 вида на станцию, 1.5 бит/экз.) отмечали в районе станции 7 в 2006 г. (Табл. 2). В этот период здесь доминировали олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., которые являются показателями «загрязненных» и «грязных» вод, и более чистоводные олигохеты *Tubifex nevaensis* (Michaelsen) и *Isochaetides michaelseni* (Lastočkin). Высокие значения *Nsp* и *H* наблюдали в 2010 г.; на разных станциях они изменялись в широких пределах (10–36 видов на станцию, 1.6–4.2 бит/экз.); наибольшие величины *Nsp* и H зообентоса (36 видов на станцию, 4.2 бит/экз.) наблюдали в 2010 г. на станции 12 (Рис. 1).

Средние для акватории Невской губы значения *Nsp* изменялись в течение периода исследований в 1.5 раза от 14±2 в 2005 г. до 21±3 видов на станцию в 2010 г. Изменения средних для акватории Невской губы значений *H* в течение периода исследований были еще меньше: всего в 1.3 раза,

Таблица 2. Значения средних, минимальных и максимальных для акватории Невской губы величин индексов Шеннона, числа видов, численности и биомассы макрозообентоса в 2003–2012 гг.

Table 2. Average, minimum and maximum values of the Shannon indices, the number of species, abundance and biomass of macrozoobenthos in the period 2003–2012 in the Neva Bay.

Годы Years	Параметры Parameters	Число видов на станцию Number of species, species at one station	Индексы Шеннона, бит/экз. Shannon Indexes, bit/ind.	Численность, экз./м^2 Number, ind./m^2	Биомасса, г/м^2 Biomass, g/m^2
2003	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	17±2	2.84±0.15	11949±92	8.8±3.0
	Минимум и максимум Minimum and maximum	11–23	2.50–3.70	3830–25260	0.85–21.6
2004	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	18±2	2.35±0.20	47219±21619	10.7±2.0
	Минимум и максимум Minimum and maximum	6–26	0.34–3.00	7880–227834	1.5–27.8
2005	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	14±2	2.61±0.20	15455±1120	9.7±2.4
	Минимум и максимум Minimum and maximum	7–22	1.80–3.71	1240–39765	2.9–20.9
2006	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	17±2	2.83±0.19	16404±3536	6.9±1.4
	Минимум и максимум Minimum and maximum	3–29	1.50–3.30	200–34800	1.1–9.0
2007	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	14±1	2.43±0.18	9840±2724	5.1±1.5
	Минимум и максимум Minimum and maximum	7–19	1.60–3.10	720–28200	0.9–16.1
2008	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	19±1	2.95±0.24	15054±3549	5.7±1.5
	Минимум и максимум Minimum and maximum	10–24	1.60–3.80	2480–31560	0.7–16.4
2009	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	17±1	2.76±0.07	9796±824	8.9±3.5
	Минимум и максимум Mini- mum and maximum	8–26	1.52–4.02	680–35380	2.5–42.8
2010	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	21±3	2.95±0.27	7478±1552	5.6±1.4
	Минимум и максимум Minimum and maximum	10–36	1.62–4.16	3100–18100	2.3–13.3
2011	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	20±2	3.02±0.18	16964±4968	6.8±1.2
	Минимум и максимум Minimum and maximum	14–28	2.20–3.75	3020–34780	2.8–15.8
2012	Значения и ошибки средних Meanings and errors of the mean	18±1	2.79±0.16	8828±1400	6.5±1.2
	Минимум и максимум Minimum and maximum	12–24	1.86–3.65	2520–14840	2.73–9.5

от 2.35±0.20 в 2004 г. до 3.02±0.18 бит/экз. в 2011 г. Ошибки средних для акватории Невской губы значений *Nsp* и *H* в течение периода исследований были невелики и изменялись от 2.6 в 2009 г. до 9.1% в 2010 г. и от 6.1 в 2012 г. до 13.9% в 2006 г. (Табл. 2).

Численность макрозообентоса (*N*) в отдельные годы исследований сильно варьировала на разных участках Невской губы, величины отношения максимальной численности к минимальной (N_{max}/N_{min}) в разные годы преимущественно изменялись в 5.8–32 раза. Вариабельность численности в Невской губе резко возросла и была наибольшей в 2006 г., максимальная численность превышала минимальную (N_{max}/N_{min}) в 174 раза, что происходило на фоне резкого увеличения антропогенной нагрузки, связанной со строительством Морского фасада Санкт-Петербурга и завершением строительства защитных сооружений. В 2007 г. вариабельность численности снизилась (N_{max}/N_{min} = 39.2), но в последующие годы не оставалась стабильной, и в 2009 г. снова наблюдалось увеличение отношения N_{max}/N_{min} до 52 (Табл. 2).

Средние для акватории Невской губы значения численности изменялись от 47219±21619 экз/м^2 в 2004 г. до 7478±1552 экз/м^2 в 2010 г., т.е. в 6.3 раза (Табл. 2). Однако ошибка средней численности зообентоса в 2004 г. была высока (45.8%), что связано с развитием необычно большого количества мелких олигохет рода Nais на станции 12 (90024 экз./м^2) и рода Vejdovskyella (75971 экз./м^2). В остальные годы исследований ошибки средних значений *N* были значительно ниже и колебались от 7.2 в 2005 г. до 29.3% в 2011 г. (Табл. 2).

По численности повсеместно доминировали олигохеты, и лишь в двух случаях из 96 их доля снижалась до 19.5 %, и доминировали хирономиды и мелкие двустворчатые моллюски рода *Sphaerium*.

Биомасса макрозообентоса (биомасса бентоса без учета биомассы крупных двустворчатых моллюсков Unionidae) сильно варьировала на разных участках Невской губы в отдельные годы исследований, величины отношения максимальной биомассы к минимальной (B_{max}/B_{min}) в разные годы изменялись в 5.6–25.3 раза в 2011 и 2003 гг. соответственно (Табл. 2).

Средняя для акватории Невской губы биомасса макробентоса изменялась в период исследований в 2.1 раза, от наибольшего значения (10.7±2.0) в 2004 г. до наименьшего (5.1±1.5 г/м^2) в 2007 г. Ошибки средних значений биомассы составляли в разные годы, как правило, 16.9–29.4%, за исключением 2003 и 2009 гг., когда их величины превышали 30% и составляли 34.1 и 39.3% соответственно (Табл. 2).

Снижение биомассы макробентоса в 2006–2007 гг. было следствием усиления антропогенного воздействия на эстуарий, связанного с проведением работ по благоустройству Морского фасада Санкт-Петербурга и завершением строительства защитных сооружений. Вариабельность отдельных структурных характеристик макробентоса в 2006 г. значительно возросла. Величины отношений максимальных и минимальных значений числа видов (Nsp_{max}/Nsp_{min} =10) и численности (N_{max}/N_{min} = 174) в 2006 г. превышали эти показатели в предыдущий (2–4, 6.6–32) и последующий периоды (2–4, 5.8–52) (Табл. 2). Статистический анализ показал полное отсутствие достоверных корреляций структурных характеристик зообентоса с гидрохимическими показателями и функциональными характеристиками первичных продуцентов в 2006 г. и лишь частичное восстановление этих связей в 2007 г., что существенно отличало эти годы от других лет исследований. Проведенный анализ полученных данных позволил разделить период исследований на 3 части: 2003–2005 гг., 2006–2007 гг., 2008–2012 гг., различающихся по интенсивности антропогенного воздействия и степени влияния на сообщества донных животных.

Мультирегрессионный анализ влияния прозрачности, первичной продукции, деструкции органических веществ, концентрации хлорофилла *a*, общего фосфора, взвешенных веществ и взвешенных органических веществ в Невской губе на видовое разнообразие зообентоса выявил эти показатели в качестве основных значимых предикторов.

В первый период была получена мультирегрессия, описывающая зависимость биологического разнообразия зообентоса от *A* и *Хл*, определяющих 100% уравнения в качестве отрицательных предикторов (Табл. 3, уравнение 1). Увеличение первичной продукции от 0.38 г*C*/м^{2}сут. до 0.95 г*C*/м^{2}сут. и концентрации хлорофилла *a* от 6.15 до 16.85 мкг/л в равной степени (по 50%) достоверно обуславливало снижение индексов видового разнообразия

Таблица 3. Результаты мультирегрессионного анализа зависимости видового разнообразия (*H*, бит/экз.) от биотических и абиотических факторов в Невской губе в разные периоды наблюдений.

Table 3. The results of a multi-regression analysis for the dependence of the species diversity (*H*, bit/ind.) from biotic and abiotic factors in the Neva Bay at different periods.

Номер уравнения Number of equations	Переменные и константы мультирегрессии Variables and constants of multiple regression	*B*	Ошибка *B* Standard Error of *B*	*ß*	Ошибка *ß* Stad. Err. of Beta *ß*	*p*-level
	2003 г.					
1	Константа, Constant	4.23	0.35			0.0003
1	Первичная продукция (*A*, г*C*/м²сут.), Primary production of plankton (*A*, g*C*/м²day)	–1.04	0.35	–0.65	0.22	0.04
1	Концентрация хлорофилла (*Хл*, мкг/л), Concentration of chlorophyll *a* (*Chl*, mkg/l)	–0.05	0.02	–0.65	0.22	0.04
	2007 г.					
2	Константа, Constant	3.69	0.45			0.00008
2	Концентрация хлорофилла (*Хл*, мкг/л), Concentration of chlorophyll *a* (*Chl*, mkg/l)	–0.14	0.05	–0.69	0.26	0.03
2	Первичная продукция (*A*, г*C*/м²сут.), Primary production of plankton (*A*, g*C*/м²day)	–0.76	0.38	–0.53	0.26	0.09
	2012 г.					
3	Константа, Constant	4.15	0.47			0.00005
3	Деструкция органического вещества (*Д*, г*C*/м²сут.) Destruction of organic matter (*D*, g*C*/м²day)	–0.79	0.20	–0.77	0.20	0.01
3	Концентрация взвешенного органического вещества (*ВОВ*, мг/л), The concentration of suspended organic matter (mg/l)	–0.41	0.28	–0.28	0.20	0.19

Примечание. В Табл. 3–4. *B* – коэффициент в уравнении мультирегрессии [In Table. 3–4. *B* – regression coefficients]. *ß* – стандартизированное значение *B* [*ß* – standardized regression coefficients beta]. *p*-level – вероятность нулевой гипотезы для переменной [*p*-level – the probability of the null hypothesis for the variable]. Значимые члены мультирегрессии ($p < 0.05$) выделены жирным шрифтом [Significant members of multi-regression are highlighted in bold]. R^2 – скорректированный коэффициент множественной детерминации для зависимой переменной (квадрат корреляции с другими переменными) [R^2 – adjusted coefficient of multiple determination for the dependent variable (correlation square with other variables)]. *n* – число обследованных станций [*n* – number of studied stations]. Уравнение 1: $R^2 = 0.81, p = 0.04, n = 7$; уравнение 2: $R^2 = 0.55, p = 0.05, n = 10$; уравнение 3: $R^2 = 0.73, p = 0.01, n = 10$ [Equation 1: $R^2 = 0.81, p = 0.04, n = 7$; equation 2: $R^2 = 0.55, p = 0.05, n = 10$; equation 3: $R^2 = 0.73, p = 0.01, n = 10$].

Таблица 4. Результаты мультирегрессионного анализа зависимости биомассы зообентоса от биотических и абиотических факторов в Невской губе в разные периоды наблюдений.

Table 4. The results of a multiregressive analysis of the dependence of biomass (B, g/m^2) on biotic and abiotic factors in the Neva Bay at different periods of research.

Номер уравнения, Number equations	Переменные и константы мультирегрессии, Variables and free constants of multiple regression	B	Ошибка B Standard Error of B	ß	Ошибка ß Standard Error of ß	p-level
	2003–2004 гг.					
1	Константа Constant	17.02	4.56			0.030
1	Концентрация общего фосфора ($P_{общ}$, мкгP/л) Concentration of total phosphorus (P_{tot}, µgP/l)	–0.07	0.18	0.24	0.06	0.002
1	Концентрация хлорофилла (*Хл*, мкг/л) Concentration of chlorophyll *a* (*Chl*, mkg/l)	0.85	0.31	1.12	0.41	0.018
1	Первичная продукция (A, гC/м^{2}сут.) Primary production of plankton (A, gC/м^{2}day)	–0.33	0.31	–9.90	9.17	0.301
	2007 г.					
2	Константа Constant	14.67	4.88			0.020
2	Концентрация общего фосфора ($P_{общ}$, мкгP/л) Concentration of the total phosphorus (P_{tot}, µgP/l)	–0.06	0.02	–1.30	0.36	0.010
2	Первичная продукция (A, гC/м^{2}сут.) Primary production of plankton (A, gC/м^{2}day)	–13.93	4.83	–1.01	0.35	0.030
2	Концентрация хлорофилла (*Хл*, мкг/л) Concentration of chlorophyll *a* (*Chl*, mkg/l)	0.79	0.45	0.42	0.24	0.130
	2012 г.					
3	Константа Constant	–9.97	0.98			0.010
3	Деструкция органического вещества (*Д*, гC/м^{2}сут.) Destruction of organic matter (D, gC/м^{2}day)	0.01	0.30	0.00	0.05	0.972
3	Концентрация общего азота (N, мгN/л) The concentration of total nitrogen (N, mg$N$/l)	62.82	4.73	1.37	0.10	0.006
3	Первичная продукция (A, гC/м^{2}сут.) Primary production of plankton (A, gC/м^{2}day)	–28.38	1.51	–1.50	0.08	0.003
3	Концентрация хлорофилла (*Хл*, мкг/л) Concentration of chlorophyll *a* (*Chl*, mkg/l)	0.44	0.04	0.85	0.08	0.008
3	Концентрация сестона (мг/л) The concentration of the seston (mg /l)	–1.04	0.09	–1.05	0.09	0.008
3	Концентрация взвешенного органического вещества (мг/л) The concentration of suspended organic matter (mg/l)	5.02	0.86	0.62	0.11	0.028
3	Концентрация общего фосфора ($P_{общ}$, мкгP/л) Concentration of total phosphorus (P_{tot}, µgP/l)	–0.02	0.01	–0.15	0.08	0.208

Примечание. Уравнение 1: $R^2 = 0.65$, $p = 0.004$, $n = 17$; уравнение 2: $R^2 = 0.71$, $p = 0.05$, $n = 10$; уравнение 3: $R^2 = 0.99$, $p = 0.01$, $n = 10$ [Equation1: $R^2 = 0.65$, $p = 0.004$, $n = 17$; equation 2: $R^2 = 0.71$, $p = 0.05$, $n = 10$; equation 3: $R^2 = 0.99$, $p = 0.01$, $n = 10$].

от 3.7 до 2.5 бит/экз. (Табл. 3). Коэффициент множественной детерминации в уравнении 1 был достаточно высок: $R^2 = 0.81$, $p = 0.04$, $n = 7$ (Табл. 3, уравнение 1). Столь ярко выраженного подавляющего влияния показателей трофии водоема на биоразнообразие в последующие годы первого периода (2004 и 2005 гг.) не наблюдали, достоверным было лишь влияние концентраций хлорофилла *a*.

Биомасса макробентоса в Невской губе, включая биомассу мелких двустворчатых моллюсков, изменялась в первый период в широких пределах от 0.85 на станции 7 до 27.8 г/м^2 на станции 17. Мультирегрессионный анализ показал, что концентрация хлорофилла *a* достоверно обуславливала в качестве положительного предиктора 45%, а концентрация общего фосфора в качестве отрицательного предиктора 37% мультирегрессии. Влияние первичной продукции было недостаточно достоверно. Коэффициент множественной детерминации в уравнении 1 был достоверно высок: $R^2 = 0.65$, $p = 0.004$, $n = 17$ (Табл. 4, уравнение 1).

В период 2006–2007 гг. наблюдалось увеличение антропогенного воздействия на экосистему эстуария, связанное с проведением работ по благоустройству Морского фасада Санкт-Петербурга и завершением строительства защитных сооружений, которое сопровождалось крупномасштабными дноуглубительными и грунтонамывными работами. Это привело к повышению концентрации *ВВ* более чем в 2 раза (от 7.4 до 18 мг/л) в 2006 г. и снижению прозрачности в 3 раза (от 1.3 до 0.4 м) в Невской губе. Кроме того, резко возросла концентрация фосфора в воде (от 46.9 до 127.2 мкг/л). При этом $A_{инт}$ на фоне уменьшения прозрачности снизилась в 2 раза (от 0.58 до 0.24 г*C*/м^{2}сут.)

Донные биоценозы также были нарушены; особенно это коснулось крупных моллюсков унионид, которые отсутствовали в 2006–2007 гг. на всей акватории Невской губы. Как показал анализ парных корреляций, в период антропогенного стресса 2006 г. обычные для мелководных экосистем связи структурных характеристик зообентоса и функциональных биотических характеристик Невской губы были разрушены. Достоверного влияния первичной продукции и деструкции органических веществ, концентрации хлорофилла *a*, общего фосфора, взвешенных органических веществ на видовое богатство, видовое разнообразие, численность и биомассу зообентоса в 2006 г. не было выявлено.

Средние для акватории Невской губы число видов и видовое разнообразие в 2007 г. составляли 14±1 вид./м^2 и 2.43±0.18 бит/экз., почти такие же, как и в 2005 г., первого периода до антропогенного стресса, связанного с крупномасштабными земляными работами 2006 г. (Табл. 2). В 2007 г. проявилось обычное, до разрушения сообществ донных животных в 2006 г., влияние первичной продукции на видовое разнообразие зообентоса. С увеличением первичной продукции от 0.02 г*C*/м^{2}сут. на станции 12 у пос. Лисий Нос до 1.14 г*C*/м^{2}сут. на станции 14 у г. Петродворец и концентрации хлорофилла *a* от 2.91 до 12.86 мкг/л значения индексов видового разнообразия снижались от 3.10 до 1.60 бит/экз. Мультирегрессионный анализ показал, что в период 2007 г. так же, как и в период до антропогенного стресса, концентрация хлорофилла *a* в качестве отрицательного предиктора достоверно определяла значения индексов Шеннона и обуславливала более 43% регрессии (Табл. 3, уравнение 2). Значение первичной продукции в качестве отрицательного предиктора практически не изменилось по сравнению с первым периодом и составило 56%, однако, влияние первичной продукции было недостаточно достоверно. Сравнительно низкий коэффициент детерминации в уравнении мультирегрессии ($R^2 = 0.55$) свидетельствовал о неполном восстановлении связей структурных характеристик зообентоса и функциональных биотических показателей Невской губы, которые были разрушены в 2006 г. (Табл. 3, уравнение 2).

Тем не менее структура донных сообществ в Невской губе восстанавливалась. Кроме олигохет и хирономид, на отдельных участках акватории появилась молодь двустворчатых моллюсков Unionidae, но средняя биомасса макробентоса снизилась в 2007 г. до минимума за период исследований: 5.1±1.5 г/м^2 (Табл. 2).

Мультирегрессионный анализ показал, что биомассу донных животных в период антропогенного стресса в 2007 г., в качестве отрицательного предиктора, в значительной степени обуславливала первичная продукция (Табл. 4, уравнение 2). По-видимому, низкие величины первичной продукции, связанные с

повышением концентрации минеральной взвеси и снижением прозрачности с 1.34 м в 2003 г. до 0.66 м в 2007 г., определяли недостаточное поступление органической фракции сестона на дно, что, в свою очередь, лимитировало развитие донных животных. Нереализованные концентрации общего фосфора также выступали в качестве отрицательных предикторов по отношению к биомассе зообентоса в 2007 г., и лишь концентрации хлорофилла *а* с малой степенью достоверности можно было отнести к положительным предикторам в полученной мультирегрессии (Табл. 4, уравнение 2).

Анализ парных корреляций структурных характеристик зообентоса, гидрохимических и функциональных характеристик первичных продуцентов Невской губы показал восстановление связей этих показателей в последующие годы. В 2008 г. биомасса зообентоса достоверно возрастала с увеличением концентрации сухого вещества (R=0.5, P~0.5) и опосредованно определяющей ее концентрации общего фосфора (R=0.70, P~0.5). В 2009–2010 гг. происходило постепенное восстановление сообществ донных животных, увеличивалось видовое богатство и видовое разнообразие, которые в среднем для акватории Невской губы достигали в 2010 г. 21±3 видов в пробе и 2.95±0.27 бит/экз., соответственно, и были за период 2003–2010 гг. наиболее высокими на фоне увеличения первичной продукции до уровня, наблюдаемого в 2003–2005 гг. до проведения грунтонамывных и дноуглубительных работ (Табл. 2).

В 2011 г. максимального видового разнообразия (3.75 бит/экз.) зообентос достигал на станции 7 в транзитной зоне Невской губы при наиболее низких концентрациях хлорофилла *а* и величинах деструкции органических веществ 4.94 мкг/л и 0.4 гC/м^2, соответственно (Рис. 1). Самые низкие значения видового разнообразия (2.20 бит/экз.) в 2011 г. отмечены на станции 17 у г. Ломоносов при самых высоких концентрациях хлорофилла *а* (31.44 мкг/л) и величинах деструкции органических веществ (1.51 мкгC/м^2). Аналогичное сочетание видового разнообразия зообентоса и биотических факторов здесь наблюдали в течение всего периода исследований, что выделяло станцию 17 в качестве наиболее эвтрофируемого участка Невской губы. Близка по расположению, характеристикам зообентоса, гидрохимическим и функциональным показателям фитопланктона станция 14 у г. Петродворец (Рис. 1). Суммарная биомасса зообентоса ($B_{сум}$ – биомасса мегабентоса, определенная специальными методами, и биомасса макробентоса) в 2011 г. в значительной степени зависела от первичной продукции A.

В 2012 г. концентрации хлорофилла *а* в Невской губе значительно снизились (в среднем в 1.5 раза), а величины деструкции органических веществ увеличились, что выделило этот показатель в качестве основного, определяющего видовое разнообразие в Невской губе. При увеличении деструкции органических веществ от 0.27 гC/м^{2}сут. на станции 12 до 1.95 гC/м^2 на станции 17 индексы Шеннона снижались от 3.27 до 1.86 бит/экз.

Мультирегрессионный анализ подтвердил, что снижение биологического разнообразия в 2012 г. более всего было связано с увеличением деструкции органического вещества, достоверно определяющего 73.3% регрессии в качестве отрицательного предиктора, и с увеличением концентрации взвешенных органических веществ, определяющих 26.7% регрессии (Табл. 3, уравнение 3). Коэффициент корреляции в уравнении мультирегрессии был высок (R^2 = 0.73, n = 10), (Табл. 2).

Мультирегрессионный анализ показал, что концентрация хлорофилла *а* в 2012 г. достоверно обуславливала биомассу макрозообентоса в качестве положительного предиктора всего на 15%, что в 3 раза ниже, чем в 2003–2004 гг. (Табл. 4, уравнение 1). В качестве основного отрицательного предиктора, как и в 2003–2004 гг., биомассу макрозообентоса лимитировала первичная продукция (27%). Рассчитанное уравнение мультирегрессии описывало пространственные изменения биомассы макрозообентоса в 2012 г. с высокой точностью, коэффициент детерминации был близок к единице (R^2 = 0.99, p = 0.01, n = 10), (Табл. 4, уравнение 3).

Наиболее низкие значения биомассы макробентоса (2.73 и 2.83 г/м^2) наблюдали в 2012 г., как и в предыдущие годы исследований на станциях 7 и 9, в области наибольшей проточности (Рис. 1). Эти станции характеризовались самыми низкими концентрациями сестона (2.67 и 2.40 мкг/л), первичной продукции (0.18 и 0.12 мгC/л), взвешенного органического вещества (0.91 и 1.23 мг/л) и фосфора (26 и 21.5 мкгP/л). Наибольшая био-

масса макробентоса (13.44 г/м^2) была отмечена на станции 42 вблизи Лисьего Носа (Рис. 1), которая характеризовалась наибольшей концентрацией взвешенных органических веществ (2.01 мг/л), сравнительно высокими концентрациями сестона (8.89 мкг/л) и фосфора (63.9 мкг*P*/л). Величины первичной продукции планктона на этой станции были сравнительно низки (0.27 г*C*/м^{2}сут.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Структурные изменения в сообществах донных животных относятся к наиболее чувствительным индикаторам состояния водных экосистем. Долговременные исследования показывают, что состояние биологических сообществ восточной части Финского залива напрямую связаны с качеством воды и донных отложений, отражая такие антропогенные воздействия, как эвтрофирование открытых и прибрежных вод Финского залива и загрязнение их органическими и токсическими веществами (Балушкина [Balushkina] 2011; Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2012).

При функционировании сообществ организмов и экосистем формируется баланс органических веществ, с которым тесно связаны балансы биогенных и других элементов (Алимов [Alimov], 2000; Алимов и др. [Alimov et al.] 2014a; Алимов и Голубков, [Alimov and Golubkov] 2014b). На примере мелководных гипергалинных озер Крыма с применением метода мультирегрессионного анализа показано, что биомасса, продукция и рационы нехищных животных зоопланктона и макрозообентоса тесно скоррелированы с трофическим статусом экосистем, гидрохимическими характеристиками и морфометрией озер. Изменение одной из этих характеристик вызывает ряд последовательных изменений гидрохимических характеристик, определяющих видовой состав, трофическую структуру, соотношение продукции отдельных компонент экосистемы (Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2009; Голубков и др. [Golubkov et al.] 2012). Перспективность применения мультирегрессионных моделей для оценки влияния абиотических и биотических факторов среды обитания на распределение, количественное развитие и трофическую структуру макрозообентоса морей убедительно продемонстрирована в работах С.Г. Денисенко [Denisenko] (2007, 2014).

Методом множественной (шаговой) корреляции было показано, что в 1997 г. видовое разнообразие (индекс Шеннона) донных животных в Невской губе в значительной степени определялось органическим и токсическим загрязнением (66%), в качестве показателя которого служил индекс сапротоксобности (St), и, в меньшей степени, первичной продукцией (34%). По результатам исследований 1997 г. видовое разнообразие сообществ донных животных снижалось с увеличением первичной продукции (от 0.23 до 0.90 г*C*/м^2 сут.) с 3.57 в области наибольшей проточности до 1.5 бит/экз. в юго-западной части губы вблизи г. Ломоносов (Балушкина и др. [Balushkina et al.], 2008a). Влияние токсического загрязнения на донные сообщества Невской губы в 90-е годы прошлого столетия было сильно выражено. К снижению числа видов в эти годы в Невской губе и восточной части Финского залива приводило повышение концентраций хлороформенного битумоида, ртути в воде и донных отложениях, свинца. Причем, если повышение концентрации хлороформенного битумоида, нефтепродуктов и ртути приводили к снижению видового разнообразия и росту численности животных, т.е. доминированию отдельных устойчивых к их действию видов, повышение концентраций ДДТ приводило к гибели животных и снижению суммарной численности. Помимо перечисленных показателей, отрицательное воздействие на видовое разнообразие зообентоса оказывала концентрации хлора. Кроме того, выявилась тенденция к снижению видового богатства и видового разнообразия с увеличением концентрации кадмия и цинка в Невской губе и восточной части Финского залива (Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2008a).

Как показано выше, в период 2003 г. видовое разнообразие зообентоса Невской губы на 100% определяли два отрицательных предиктора – первичная продукция и концентрация хлорофилла *a* (Табл. 3, уравнение 1). Отличие этой мультирегрессии от полученной в более ранний период 1997 г. заключается в возросшем влиянии концентраций хлорофилла *a* и первичной продукции планктона (Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2008a). Средняя для акватории Невской губы

концентрация хлорофилла *а* с 1997 по 2003 гг. увеличилась в 1.5 раза с 8.55 до 12.67 мкг/л. Как показано, в период 2003 г. с увеличением первичной продукции от 0.38 г*С*/м^{2}сут. до 0.95 г*С*/м^{2}сут. и концентрации хлорофилла *а* от 6.15 до 16.85 мкг/л эти факторы в равной степени (по 50%) достоверно обуславливали снижение индексов видового разнообразия от 3.70 до 2.50 бит/экз.

В целом, эвтрофирование Невской губы на фоне токсического загрязнения приводило к снижению биологического разнообразия сообществ донных животных при величинах первичной продукции 0.9 г*С*/м^2 и более (граница мезотрофных и эвтрофных водоемов по классификации В.В. Бульона – 0.7 г*С*/м^{2}сут. (Бульон [Boulion] 1994)). В эвтрофных лесных озерах Ленинградской области, Малый и Большой Окуненок, в отличие от Невской губы не подвергающихся техногенному загрязнению, видовое разнообразие сообществ донных животных было значительно выше (Балушкина [Balushkina] 2011; Балушкина [Balushkina] 2012).

Биомасса зообентоса в мелководных водоемах разного типа, как правило, в значительной степени определяется показателями трофии экосистем, первичной продукцией, концентрацией хлорофилла *а*, концентрацией общего фосфора и сестона. На примере озер северо-запада России показано, что с ростом трофического статуса озер от олиготрофного до эвтрофного, с увеличением концентрации хлорофилла *а* от 0.66 до 90 мкг/л (на глубинах не более 10 м) наблюдалось увеличение биомассы макрозообентоса от 0.715 до 45 г/м^2 (Балушкина [Balushkina] 2011; Балушкина [Balushkina] 2012). В Невской губе в период 1997 г. суммарная биомасса макро- и мегабентоса на 100% с достаточно высокой точностью (R^2=0.72, p<0.05) определялась концентрацией сестона, характеризующего обеспеченность зообентоса пищей (Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2008a). В период 2003–2004 гг. концентрация хлорофилла достоверно обуславливала изменения суммарной биомассы в качестве положительного предиктора на 45%, а 37% – концентрация общего фосфора в качестве отрицательного предиктора.

Полученные в данной работе результаты подтверждают данные ряда других исследователей, что в период антропогенного стресса 2006–2007 гг., связанного со строительством Морского фасада Санкт-Петербурга и намывом донных грунтов для формирования новых городских территорий, в Невской губе сложилась критическая обстановка. Последствиями этих работ стало многократное увеличение взвеси в воде и снижение уровня кислорода в придонных слоях, увеличение концентраций нефтепродуктов, тяжелых металлов и других поллютантов в донных отложениях и выносы их во внешнюю часть Финского залива. Резко ухудшилось качество воды (Балушкина [Balushkina] 2012; Рыбалко и др. [Rybalko et al.] 2007; Golubkov et al. 2008). По данным анализа ряда космических снимков восточной части Финского залива, полученных с искусственного спутника Земли Terra/MODIS, в 2006 г. в Невской губе произошло колоссальное увеличение мутности (Сухачева [Sukhacheva] 2007; Чичкова и Иткин [Chichkova and Itkin] 2007). Антропогенный стресс в период 2006 г. превзошел по степени влияния естественные процессы: стоковое поступление и распределение взвеси, взмучивание воды под воздействием ветрового перемешивания. Объемы работ и интенсивность загрязнения превосходили наблюдавшиеся в 70–80-е гг. прошлого столетия последствия работ по намыву городских территорий (Сухачева [Sukhacheva] 2007).

В период антропогенного стресса 2006–2007 гг. существующие связи структурных характеристик зообентоса и функциональных биотических характеристик Невской губы были полностью разрушены. Содержание взвеси в водах Невской губы и вершины Финского залива зависело от интенсивности гидротехнических и дноуглубительных работ, которые привели к повышенной мутности вод. Качество вод Невской губы характеризовалось в 2006 г. как наихудшее за период наблюдений с 1994 по 2012 гг. По интегральному показателю *IP*', основанному на структурных и индикаторных характеристиках зообентоса, воды Невской губы оценивали как «загрязненные–грязные», на один класс ниже, чем в остальные годы наблюдений (Балушкина [Balushkina] 2012; Балушкина и др. [Balushkina et al.] 2010). Летом 2007 г. на всех станциях Невской губы индекс загрязнения воды (ИЗВ), рассчитываемый по химическим характеристикам, указывал на интенсивное загрязнение, связанное с большим количеством поллютантов, поднятых со дна (Рыбалко и др.

[Rybalko et al.] 2007). По сравнению с 90-ми годами прошлого столетия в 2006–2009 гг. значительно увеличилась концентрация цинка в придонных водах и сильно возросло его негативное влияние на видовое богатство и видовое разнообразие донных животных. Показано, что с увеличением концентрации нефтепродуктов, свинца, цинка, цезия (Cs 137) и хрома в придонной воде и донных отложениях наблюдалось снижение видового богатства и видового разнообразия в сообществах донных животных. Морфологические аномалии у массовых видов олигохет и хирономид в Невской губе и курортной зоне восточной части Финского залива связаны с токсическим загрязнением донных отложений эстуария, в частности тяжелыми металлами и нефтепродуктами (Голубков и др. [Golubkov et al.] 2012).

Несмотря на возросшее токсическое загрязнение, концентрации хлорофилла *a* и величины первичной продукции в значительной степени определяли пространственную неоднородность зообентоса Невской губы в период после антропогенного стресса. В период 2007 г. так же, как и до антропогенного стресса, концентрация хлорофилла *a* в качестве отрицательного предиктора достоверно определяла значения индексов Шеннона и обуславливала более 43% регрессии. Значение первичной продукции в качестве отрицательного предиктора восстановилось до наблюдаемого в первый период и составило 56% (Табл. 3, уравнение 2).

После завершения строительства Морского фасада Санкт-Петербурга и защитных сооружений состояние донных осадков постепенно улучшалось. Летом 2008 г. содержание фосфатов и нитритов в воде восточной части Финского залива в среднем снизилось по сравнению с периодом более интенсивного проведения дноуглубительных и грунтонамывных работ (Еремина и др. [Eremina et al.] 2010). Восстановительный период 2008–2012 гг. сопровождался увеличением видового богатства и видового разнообразия зообентоса до уровня, наблюдаемого до антропогенного стресса. В 2010–2012 гг. средние для акватории Невской губы значения видового богатства и видового разнообразия зообентоса (от 18±1 до 21±3 видов на станцию и от 2.79±0.16 до 3.02±0.18 бит/экз.) почти совпадали с их величинами в период до антропогенного стресса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, эвтрофирование, загрязнение токсическими и органическими веществами в значительной степени определяли неоднородность структуры сообществ донных животных на акватории Невской губы в 2003–2012 гг. Мультирегрессионный анализ выявил в качестве основных значимых предикторов, определяющих видовое разнообразие и биомассу зообентоса в Невской губе, показатели первичной продукции, деструкции органических веществ, концентрации хлорофилла *a*, общего фосфора, взвешенных веществ и взвешенных органических веществ. Полученные уравнения мультирегрессии позволяют достоверно рассчитывать и прогнозировать величину видового разнообразия и биомассу донных животных в зависимости от изученных показателей и ограничить степень антропогенного воздействия.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № I.21П «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга», государственного задания ФАНО РФ «Фондовые коллекции Зоологического института», грантов РФФИ № 14-04-00207 и № 13-04-00962.

ЛИТЕРАТУРА

Alekin O.A. 1954. Chemical analysis of inland waters. Gidrometeoizdat, Leningrad, 200 p. [In Russian].

Alimov A.F. 2000. Elements of the theory of functioning of aquatic ecosystems. Nauka, Saint Petersburg, 148 p. [In Russian].

Alimov A.F., Bogatov V.V. and Golubkov S.M. 2014a. Productive Hydrobiology. Nauka, Saint Petersburg, 345 p. [In Russian].

Alimov A.F. and Golubkov M.S. 2014b. Lake eutrophication and community structure. *Inland Water Biology,* **3**: 5–12. [In Russian].

Balushkina E.V. 2009. Assessment of the Neva estuary ecosystem state on the basis of the structural characteristics of zoobenthos communities in 1994–2005. *Inland Water Biology,* **2** (4): 355–363. [In Russian].

Balushkina E.V. 2011. Assessment of water quality and ecological state of water bodies and watercourses in the north-west of Russia on the characteristics of benthic communities. In: Questions of ecological rationing and development of a system for assessing the state of water

bodies. Scientific Council of the Russian Academy of Sciences for Hydrobiology and Ichthyology, Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences A.N. Severtsova, Moscow: 69–101. [In Russian].

Balushkina E.V. 2012. Using of the integrated index for the assessment of the state of biodiversity and water quality. In: Alimov A.F. and Golubkov S.M. (Eds.). Dynamics of biodiversity and bioresources of inland waters. Nauka, Saint Petersburg: 243–258. [In Russian].

Balushkina E.V. Golubkov S.M., Golubkov M.S. and Maksimov A.A. 2008a. The role of anthropogenic factors in the dynamics of zoobenthic communities. In: Alimov A.F.and Golubkov S.M. (Eds.). Ecosystem of the Neva River estuary: biodiversity and ecological problems. KMK Press, Moscow: 356–371. [In Russian].

Balushkina E.V., Maksimov A.A. and Golubkov S.M. 2008b. Zoobenthos of the open waters of the Neva River estuary. In: Alimov A.F and Golubkov S.M. (Eds.) Ecosystem of the Neva River estuary: biodiversity and ecological problems. KMK Press, Moscow: 156–184. [In Russian].

Balushkina E.V., Golubkov S.M., Golubkov M.S., Litvinchuk L.F. and Shadrin N.V. 2009. Effect of abiotic and biotic factors on the structural and functional organization of the saline lakes of the Crimea. *Journal of general biology*, **70**(6): 504–514. [In Russian].

Balushkina E.V., Maksimov A.A. and S.M.Golubkov. 2012. The impact of anthropogenic factors on the biodiversity of zoobenthos communities on the example to the Neva Estuary. In: Alimov A.F. and Golubkov S.M. (Eds.). Dynamics of biodiversity and bioresources of the Inland waters. Nauka, Saint Petersburg: 167–175. [In Russian].

Boulion V.V. 1994. Patterns of primary production in limnetic ecosystems. Nauka, Saint Petersburg, 222 p. [In Russian].

Chichkova E.F. and Itkin M.I. 2007. Analysis of the high turbidity using satellite systems NOAA, TERRA in the areas of the Neva and the Luga Bays (Gulf of Finland). VIII International Ecological Forum "Baltic Sea Day". Abstracts book. "Dialog Publishing", Saint Petersburg: 123. [In Russian].

Denisenko S.G. 2007. Zoobenthos of the Barents Sea in the face of changing climate and anthropogenic impact. In: Dynamics of marine ecosystems and conditions for the formation of the biological potential of the seas. Dal'nauka, Vladivostok: 418–511. [In Russian].

Denisenko S.G. 2013. Biodiversity and bioresources of macrozoobenthos in the Barents Sea. Structure and Long-Term Changes. Nauka, Saint Petersburg, 283 p. [In Russian].

Eremina T.R., Khaimina O.V., Isaev A.V., Lange E.K., Ershova A.A., Maximov A.A., Zaytsev V.M. and Markovets I.M. 2009. Assessment of environmental state of the eastern part of the Gulf of Finland and the Neva Bay on the basis of monitoring held in 2008. X International Environmental Forum "Baltic Sea Day". Theses collection. Maxi-Print, Saint Petersburg: 225–226. [In Russian].

Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates.1993. Chapman and Hall, New-York–London: Routledge, 488p.

Golterman H.L. 1969. Methods for chemical analysis of freshwaters. In: IBP Handbook. No 8. Blackwell Scientific Publ., Oxford–Edinburgh, 270 p.

Golubkov M.S., Golubkov S.M. and Umnova L.P. 2008. Role of sedimentation and resuspension of particulate matter in fluctuations of trophic status of the Neva Estuary. Proceedings of US/EU-Baltic 2008 International symposium "Ocean observation, ecosystem-based management and forecasting, 27–29 May 2008, Tallinn, Estonia. Library of congress of USA: № 2008902075, ISBN: 978-1-4244-2268-5, IEEE Catalog Number: CFP08AME-CDR

Golubkov M.S. 2009. Primary production of the Neva estuary at the turn of the XX–XXI century. *Inland water biology,* **4**: 20–26. [In Russian].

Golubkov S.M. and Alimov A.F. 2010. Ecosystem changes in the Neva Estuary (Baltic Sea): Natural dynamics or response to anthropogenic impacts? *Marine Pollution Bulletin*, **61**: 198–204.

Golubkov S.M., Balushkina E.V., Golubkov M.S. and Litvinchuk L.F. 2012. Functioning, biodiversity and bioresources of ecosystems of shallow saline lakes In: Alimov A.F. and Golubkov S.M. (Eds.). Dynamics of biodiversity and bioresources of the Inland waters. Nauka, Saint Petersburg: 101–112. [In Russian].

Golubkov S.M., Balushkina E.V., Rybalko A.E., Berezina N.A., Maximov A.A., Gubelit Yu.I. and Golubkov M.S. 2012. Quality of water and bottom deposits in the Russian part of the Gulf of Finland by hydrobiological indices. XII International Environmental Forum «Baltic Sea Day». Thesis collection. Tsvetprint, Saint Petersburg: 311–312.

Golubkov S.M., Golubkov M.S., Nikulina V.N. and Tiunov A.V. 2017. Long-term changes in primary production and mineralization of organic matter in the Neva Estuary (Baltic Sea). *Journal of Marine Systems*, **171**: 73–80.

Lääne A., Kraav E. and Titova G. 2005. UNEP Global International Waters Assessment. Regional assessment. V. 17. Baltic Sea. University of Kalmar, Kalmar, 85 p.

Lehtoranta J., Heiskanen A.-S. and Pitkänen H. 2004. Particulate N and P characterizing the fate of nutrients along the estuarine gradient of the River Neva (Baltic Sea). Estuarine Coastal and Shelf Science **61**(2): 275–287.

Neelov I.A. and Umnov A.A. 1997. Model of the ecosystem of the Neva Bay. In: Neva Bay – modeling ex-

perience. Borey print, Saint Petersburg: 183–218. [In Russian].

Rybalko A.E., Korneev O.Yu., Ivanov G.I., Fedorova N.K. and Verba M.L. 2007. The state of the geological environment of the Baltic Sea (geological hazards, exogenous processes) in conditions of increasing anthropogenic pressure. XIII International Ecological Forum “Baltic Sea Day”. Collection of thesis. Dialog Publ., Saint Petersburg: 323–324. [In Russian].

Sukhacheva L.L. 2012. Analysis of the impact of natural and anthropogenic factors on the dynamics of pollution of the eastern Gulf of Finland by suspended substances according to the data of long-term aerospace observations. XIII International Ecological Forum “Baltic Sea Day”. Collection of thesis. Dialog Publ., Saint Petersburg: 120–122. [In Russian].

Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* **27**: 379–423, 623–656.

Strickland J.D.H. and Parsons T.R. 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **167**(7): 1–311.

Поступила в редакцию 20 декабря 2017; принята в печать 14 февраля 2018.